Vestnik zoologii, **36**(3): 55–66, 2002

УДК 595.77:591.273

РАДИАЛЬНОЕ РАЗДЕЛЕНИЕ И ДЕФОРМАЦИИ КОКСЫ У СКОРПИОННИЦ И ДВУКРЫЛЫХ (MECOPTERA, DIPTERA)

Л. И. Францевич

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 9 января 2002

Радиальное разделение и деформации коксы у скорпионниц и двукрылых (Insecta, Mecoptera, Diptera). Францевич Л. И. — Положение подвижных склеритов среднего тазика наблюдали на свежих и сухих препаратах ног, пассивно установленных в позиции ретракции и протракции. Исследованы скорпионница (*Panorpa communis*), комар-долгоножка (*Tipula lunata*), слепень (*Hybomitra lundbecki*), синяя мясная муха (*Calliphora vicina*). При протракции–ретракции тазик вращается вокруг субкоксальной оси и одновременно вокруг линии соединения заднего края тазика с плейритом. Вращение вокруг несовпадающих осей невозможно без деформаций. Действительно, у наблюдаемых насекомых происходят взаимные смещения склеритов. Разделение на подвижные склериты выгодно, так как изгибы оболочки заменяются движениями в цепи из жестких звеньев (окситов), соединенных шарнирами. С отделением трех окситов тазик оказывается преадаптированным к возникновению интракоксальной суставной оси и к супинации для постановки ноги в обтекаемую позицию во время полета.

Ключевые слова: биомеханика, локомоция насекомых, Mecoptera, Diptera, *Panorpa, Tipula, Hybomitra, Calliphora.*

Radial Splitting and Deformation of the Coxa in Mecoptera and Diptera. Frantsevich L. I. — Disposition of movable sclerites in the middle coxa was observed on fresh and dry preparations of a leg passively put at its retracted or protracted position. Objects: scorpion fly *Panorpa communis*, crane fly *Tipula lunata*, horse fly *Hybomitra lundbecki*, and blow fly *Calliphora vicina*. The coxa rotates about the subcoxal axis during protraction-retraction, but simultaneously about the junction line down the hind rim of the coxa fused with the pleurite. It is impossible to rotate a body about two non-collinear axes without deformations. Indeed, mutual shifts of sclerites were observed in the studied species. Splitting into movable sclerites is of adaptive value, because bending of an elastic envelope is substituted by movements in a chain built of rigid links (coxites) hinged to each other. After separation of three coxites, the coxa was preadapted to emergence of the inracoxal joint and supination necessary to put the coxa into the streamline position during the flight.

Key words: biomechanics, insect locomotion, Mecoptera, Diptera, *Panorpa, Tipula, Hybomitra, Calliphora.*

Введение

Средний, а иногда и задний тазик у большинства двукрылых разделен на несколько подвижных склеритов. Границы между склеритами проходят вдоль тазика, от базального до дистального края.

В эволюционной ветви Mecoptera–Diptera уже у скорпионниц задний склерит среднего и заднего тазика — мерон — отделен от передней части тазика глубокой продольной складкой. Отдельный мерон наблюдается в средней ноге и у низших двукрылых. У многих длинноусых и у всех короткоусых двукрылых мерон соединяется с эпимерой среднегруди, образуя сложный склерит мероплейрит (Crampton, 1925; Crampton et al., 1966). Оставшаяся переднемедиальная часть тазика, или собственно тазик, в свою очередь, подвергается радиальному разделению. Средний тазик у части прямошовных и почти у всех круглошовных двукрылых разделен на 3 склерита, названныхокситами (Bonhag, 1949). Соединения между окситами узкие, практически точечные, более или менее подвижные.

Поворот медиального и заднего окситов вперед необходим для установки ноги в положение, характерное для полета (Frantsevich, Gorb, 1998; Frantsevich, Frantsevich, 1999; Frantsevich, 2000; Францевич, Гладун, 2000). В то же время, передние и задние тазики двукрылых, за немногими исключениями, компактные и поворачиваются относительно груди как одно целое.

Трудно предположить, что тазик сразу разделился на несколько подвижных окситов. Очевидно, в эволюции двукрылых имело место сначала одно продольное разделение, затем два, наконец,

три. Действительно, одно или два продольных разделения мы наблюдаем у длинноусых двукрылых. Однако одно или два разделения не обеспечивают необходимой интракоксальной подвижности для принятия обтекаемой позы с прижатыми средними ногами. Комары летают, отставив средние ноги в стороны или назад.

Какие адаптивные преимущества способствовали радиальным разделениям коксы? Как сложилась преадаптация к интракоксальному повороту вперед в полетную позицию? Ниже будет показано, что взаимная подвижность частей кутикулярного покрова коксы отражает ее деформации; передняя часть коксы способна к повороту на десятки градусов, но движения заднего края ограничены из-за сращения с плейритом или мероплейритом. Напряжения деформации разгружаются за счет подвижных складок или шарнирных сочленений.

Материал и методы

Скорпионницу — *Panorpa communis* Linnaeus, 1758 (Mecoptera, Panorpidae), комара-долгоножку — *Tipula lunata* Linnaeus, 1758 (Diptera, Tipulidae), слепня — *Hybomitra lundbecki* Lyneborg, 1959 (Tabanidae), синюю мясную муху — *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 (Calliphoridae) собирали в поле. Для анатомического исследования их фиксировали в 70°-ном этиловом спирте. Пассивные движения ноги наблюдали на свежих экземплярах под бинокулярным микроскопом. Для измерения взаимного расположения склеритов препарату насекомого придавали определенную позу и высушивали. Затем средние ноги отделяли и рассматривали взаимное расположение склеритов в удобной ориентации. У *Panorpa* острым осколком бритвы проводили поперечный разрез среднего тазика на уровне середины коксального шва. Для сравнения также использованы *Tabanus bovinus* Loew 1858, *T. bromius* Linnaeus, 1758, (Tabanidae), *Empis tessellata* Fabricius, 1794 (Empididae), *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758, *Volucella pellucens* Linnaeus, 1758 (Syrphidae), *Mesembrina meridiana* Linnaeus, 1758 (Muscidae), *Lucilia caesar* Linnaeus, 1758 (Calliphoridae), *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Drosophilidae). Названия двукрылых приведены по определителю (Определитель ..., 1969–1970).

Вскрытие производили в ванночке с водой или глицерином. Склериты очищали мацерацией в 10%-ном NaOH. Постоянные препараты заключали в жидкость Фора. Препараты зарисовывали с помощью окулярной сетки или фотографировали. Сухие препараты напыляли Au-Pd и исследовали в растровом электронном микроскопе Hitachi S-800 (Max-Planck Institut für Entwicklungsbiologie, Tübingen). Автор приносит благодарность за помощь в этих наблюдениях С. Горбу и Ю. Бергеру.

Ориентацию линий, проведенных вдоль определенных морфологических маркеров, определяли в бинокулярном микроскопе с окулярным градусным лимбом. Трехмерные координаты сочленовных точек измеряли в плоскости изображения с помощью винтового окуляр-микрометра в двух взаимно-перпендикулярных положениях и вдоль оптической оси микроскопа с помощью штокового микрометра. Расстояния между точками, углы между линиями, многомерные усреднения рассчитаны с помощью оригинальных компьютерных программ. В результатах указаны ошибки средних.

Сокращения: be, bm — передняя, задняя группы щетинок (bristles on the eucoxite, on the meron), ca, cp — передний и задний коксо-трохантерный мыщелки (anterior, posterior coxo-trochanteral condyles), cx1, cx3 — передняя и задняя тазиковые ямки (front and hind coxal orifices), Dcx — дистококсит (distocoxite), Ecx — эвкоксит (eucoxite), Epm — эпимера (epimeron), Eps — эпистерна (episternum), Fst — фуркостернальный отросток (furcosternal process), Me — мерон (meron), Mcx — медиококсит (mediocoxite), Mpl — мероплейрит (meropleurite), ti — трохантин (trochantine), Tr — вертлуг (trochanter).

Результаты

Склериты среднего тазика. Форма среднего тазика у исследованных насекомых напоминает семечко подсолнечника острым концом вверх, срезанное в двух местах: косо от острого конца почти до тупого (базальное отверстие тазика) и поперек на тупом конце (дистальное отверстие). Широкий сектор оставшейся оболочки обращен латерально, узкий — медиально и назад. У скорпионницы по латеральной поверхности проходит глубокая складка вдоль коксального шва, отделяющая задний склерит мерон от передней части тазика и обозначаемая (по аналогии с мухами) как эвкоксит (рис. 1, *1*). Эвкоксит отделен от мезэпистерны сочленовной мембраной, вершина мерона срастается с нижним окончанием плейрального гребня и эпимерой на протяжении 0,12 мм; ниже на протяжении 1,7 мм мерон отделен от эпимеры сочленовной мембраной. Задние тазики устроены так же, как средние.

В среднем тазике долгоножки выделяются два выпуклых склерита — мерон и медиококсит (рис. 1, *2*). Мерон сросся и с передней частью тазика (эвкокситом), и в верхней своей половине с эпимерой, от которых отграничен глубокими складками; не достигает дистального края тазика. Верхний угол мерона со-

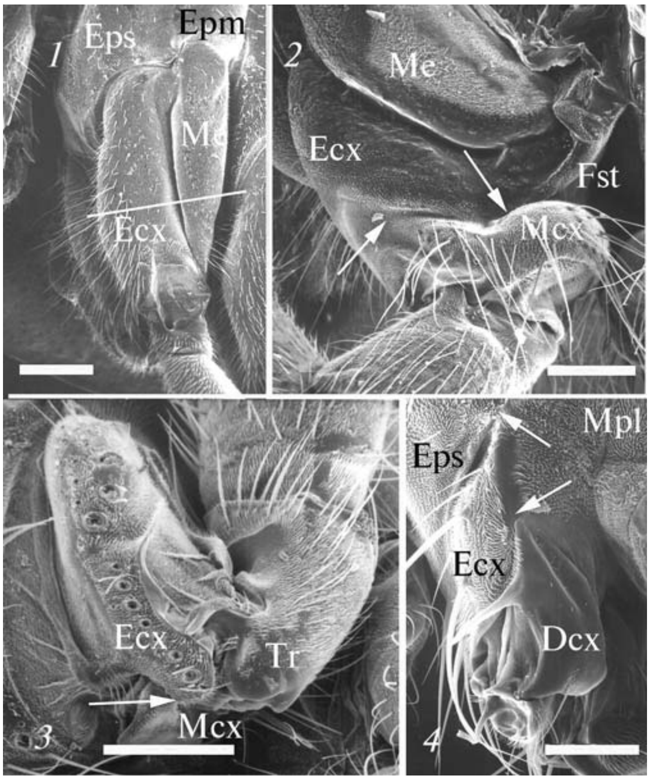


Рис. 1. Склериты среднего тазика: *1* — скорпионницы *Panorpa communis* (вид сбоку); *2* — комара-долгоножки *Tipula lunata* (вид сбоку); *3* — падальной мухи *Lucilia caesar* (вид спереди, щетинки удалены); *4* — плодовой мушки *Drosophila melanogaster* (вид сзади). Сокращения см. список. Стрелками обозначены сочленовные точки. Белая линия в *1* — линия поперечного разреза. Ориентация снимков: верх — дорсолатеральное направление, левый край — ростральное. Масштабная линейка: *1* — 500; *2*, *3* — 250; *4* — 100 мкм.

Fig. 1. Sclerites of the middle coxa in: *1* — *Panorpa communis* (side aspect); *2* — *Tipula lunata* (side aspect); *3* — *Lucilia caesar* (view from the front, bristles removed); *4* — *Drosophila melanogaster* (rear aspect). Articulations are marked by arrows. White line is the line of cross-section. Scale bar: *1* — 500; *2*, *3* — 250; *4* — 100 μm.

единен с нижним концом плейрального гребня. Сочленовная мембрана отделяет передний край эвкоксита от эпистерны и нижнюю половину мерона — от эпимеры. Похожий на краюху хлеба медиококсит хорошо виден сзади–сбоку. Его передний конец заострен и соединяется с эвкокситом в точке, что хорошо видно на мацерированном препарате. Задний сектор тазика образует узкий мостик между эв- и медиококситом, под мероном. Будем обозначать эту часть тазика как дистококсит Dcx. Она не имеет выраженной границы с эвкокситом. По границе между медио- и дистококситом проходит впяченный внутрь шов, на дорсальном конце которого располагается ямка для стернального сочленения.

Тазик мух состоит из 3 хорошо дифференцированных кокситов: большого переднего эвкоксита (рис. 1, *3*), маленького медиально расположенного медиококсита и среднего по размеру дистококсита, занимающего постеромедиальную часть тазика. Округло-треугольный дистококсит заметен снаружи только при протракции тазика и отогнутом или удаленном вертлуге (рис. 1, *4*). Полулунный по форме медиококсит хорошо виден только на изолированом тазике или на медиальном разрезе грудного отдела (рис. 3, *2*). Мерон входит в состав мероплейрита.

Эвкоксит спереди отделен от эпистерны сочленовной мембраной. Дорсо-латеральный угол эвкоксита соединяется с нижним окончанием плейрально-

го гребня, задний край эвкоксита соединяется с мероплейритом вдоль неглубокой складки в дорсолатеральной части и пологого сгиба в вентромедиальной части. Область сгиба состоит из тонкой кутикулы, исчерченной микроскладками с периодом около 10 мкм. Гофрировка направлена вдоль сгиба. Дистококсит отделен сзади от среднегруди и от эвкоксита сочленовной мембраной, хотя и соединяется своим заостренным латеральным концом в одной точке с дистальным краем эвкоксита. В отличие от скорпионницы задние тазики у долгоножки и у мух компактные.

На рисунке 2 схематически показаны плоские развертки средних тазиков. У каждого объекта на этом рисунке один из элементов тазика нарисован пунктиром вторично. Если рисунок свернуть, склеив повторяющиеся элементы, получим объемную модель.

С о ч л е н е н и я в с р е д н е м т а з и к е. Исследованные насекомые интересны тем, что у них сохраняются, по крайней мере, следы подвески ноги к груди сразу в трех точках: к эпистерне через трохантин, к нижнему концу плейрального гребня и к выступу стернита. Трохантин у скорпионницы и долгоножки настолько мал и тонок, что это сочленение не имеет биомеханического значения. У синей мясной мухи в сочленовной мембране перед дорсомедиальным углом эвкоксита заметен маленький округлый склерит, вероятно, рудимент трохантина. У слепней трохантина нет.

Сочленение с плейральным гребнем не является мыщелковым. Начиная от нижнего конца гребня, задний край тазика на определенном протяжении срастается со среднегрудью вдоль более или менее подвижной складки или сгиба. От сочленения с плейральным гребнем в тазике начинается коксальный шов.

Стернальное сочленение тазика — мыщелковое. Длинные парные выступы фуркостернита у скорпионницы и многих низших двукрылых расходятся V-об-

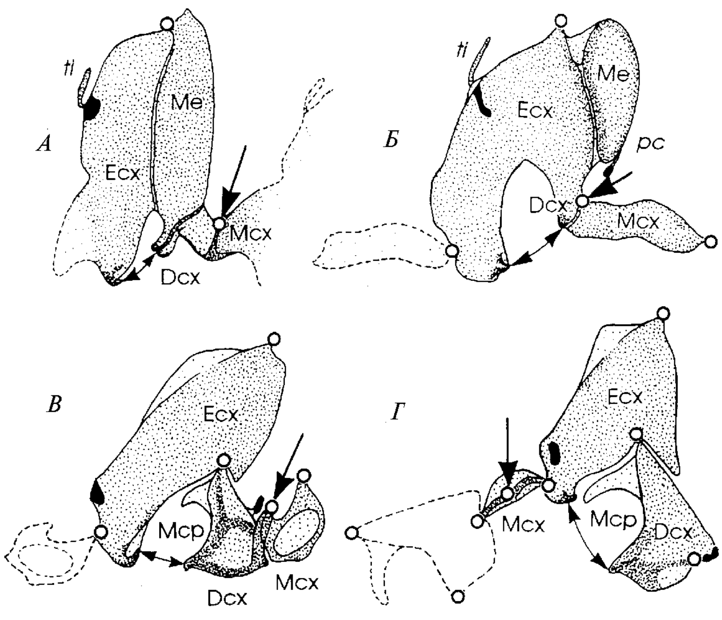


Рис. 2. Схематические плоские развертки среднего тазика: *А* — скорпионницы *Panorpa communis*; *Б* — комара-долгоножки *Tipula lunata*; *В* — слепня *Tabanus bovinus*, *Г* — журчалки *Volucella pellucens*. Пунктир — повторное изображение одного из склеритов. Большая стрелка — сочленение с фуркостернальным отростком, двойная стрелка — сочленения с вертлугом.

Fig. 2. Schematic flat involutions of the middle coxa: *А* — *Panorpa communis*; *Б* — *Tipula lunata*; *В* — *Tabanus bovinus*; *Г* — *Volucella pellucens*. Dashed contour is the doubled image of a sclerite, bold arrow — sternal articulation, double arrow — articulation to the trochanter.

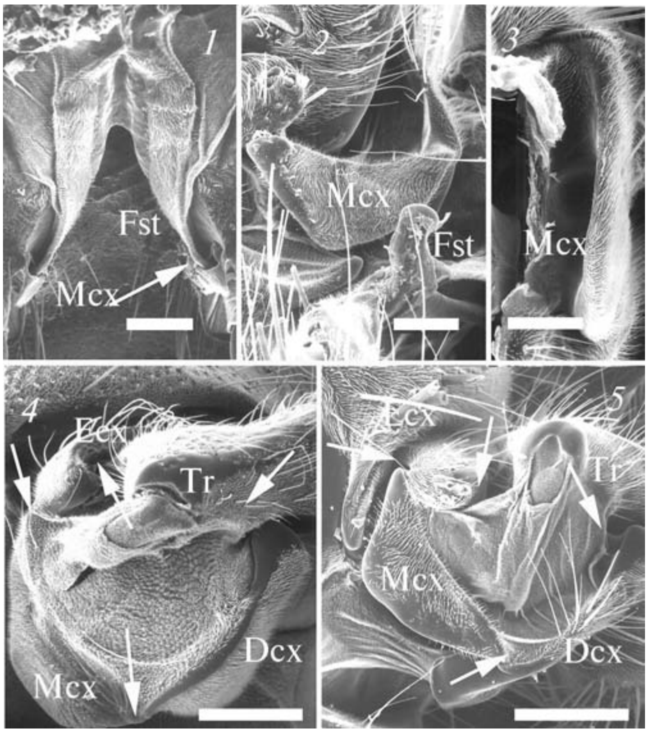


Рис. 3. Сочленения склеритов среднего тазика: *1* — сочленовные отростки фуркостернума толкунчика *Empis tessellata* (вид сзади); *2* — правый отросток фуркостернума (правый тазик удален) и левый тазик синей мясной мухи *Calliphora vicina* (вид снизу); *3* — внутренняя полость медиококсита журчалки *Eristalis tenax* с сочленовной ямкой для отростка фуркостернума; *4* — четырехзвенник, образованный кокситами и вертлугом, у слепня *Tabanus bromius* (медиальный аспект); *5* — то же у синей мясной мухи. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4*, *5* — 200; *3* — 100 мкм.

Fig. 3. Articulation in the middle coxa: *1* — furcosternal processes in *Empis tessellata* (rear aspect); *2* — right furcosternal process (right coxa removed) and left coxa in *Calliphora vicina* (view from below); *3* — an internal cavity of the mediocoxite in *Eristalis tenax* with a socket for the furcosternal process; *4* — quadruplet, formed by the coxites and the trochanter, in *Tabanus bromius* (medial aspect); *5* — same in *Calliphora vicina.* Scale bar: *1*, *2*, *4*, *5* — 200; *3* — 100 μm.

разно (рис. 3, *1*). У мух эти выступы чаще всего укорочены (рис. 3, *2*). Выступы заканчиваются округлыми головками. Им соответствуют сочленовные ямки, которые расположены у скорпионницы на верхнем краю узкого сектора тазика, у долгоножки — на впяченном конце шва между медио- и дистококситом. У слепней шов между медио- и дистококситом тоже глубоко впячен и несет сочленовную ямку. У мух *Eristalis*, *Mesembrina* или *Calliphora* сочленовная ямка находится в центре медиококсита (рис. 3, *3*). Субкоксальная ось протракции-ретракции тазика проходит через фиксированные относительно груди сочленения с плейральным гребнем и выступом фуркостерниума.

Сустав между тазиком и вертлугом двухмыщелковый. В тазике переднее сочленение находится на нижнем краю эвкоксита, заднее у скорпионницы располагается на нижнем, суженном конце мерона, у двукрылых — на нижнем краю дистококсита. Через мыщелки проходит коксо-трохантерная ось. Вращение вокруг нее поднимает–опускает вертлуг и соединенное с вертлугом бедро.

Важное значение имеют подвижные соединения между склеритами тазика. Складка между эвкокситом и мероном у скорпионницы и у долгоножки раскрывается и закрывается наподобие книги. Точечное соединение медиококсита с эвкокситом у долгоножки, а также у мух подвижно, как будет показано ниже. Подвижно также точечное сочленение между эв- и дистококситом у описанных выше мух. Эти сочленения между кокситами выполняют функцию шарниров.

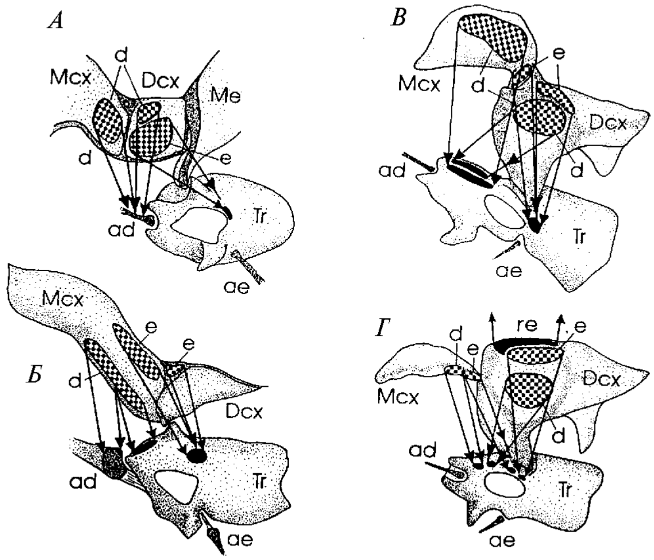


Рис. 4. Схема задних коксальных мышц: *А* — скорпионница *Panorpa communis; Б* — комар-долгоножка *Tipula lunata*; *В* — слепень *Tabanus bovinus*; *Г* — синяя мясная муха *Calliphora vicina*. Начала мышц заполнены шахматным узором, места прикрепления к вертлугу зачернены. Сокращения: ad — общая аподема депрессоров, ae — общая аподема элеваторов, d — задние депрессоры, e — задние элеваторы; re — стернальный ретрактор.

Fig. 4. Hind muscles in: *A* — *Panorpa communis*; *Б* — *Tipula lunata*; *B* — *Tabanus bovinus*; *Г* — *Calliphora vicina*. Origines of the muscles are tiled, insertions on the trochanter filled black, ad — common depressor apodeme, ae — same of elevators, d — hind depressor, e — hind elevator, re — sternal retractor.

Сочленение между медио- и дистококситом вдоль впяченого шва у долгоножки и слепня или очень короткого шва у высших мух мало подвижно.

Медио- и дистококсит вместе могут поворачиваться относительно эвкоксита; их поворот изменяет пространственное расположение коксо-трохантерной оси. Таким образом, внутри тазика появляется добавочная суставная ось (интракоксальная). Когда бедро поднято, вращение вокруг этой оси эквивалентно супинации-пронации.

Мышцы среднего тазика. Мышцы ног были описаны вместе с крыловой и межсегментной мускулатурой *Panorpa* (Hasken, 1939), *Tipula* (Mickoleit, 1962), *Tabanus* (Bonhag, 1949), *Calliphora* (Wisser, Nachtigall, 1984) и у ряда других двукрылых (Smart, 1959). Мы обращаем внимание только на задний элеватор и депрессор вертлуга, отходящие от медио- и дистококсита, поскольку они имеют значение для интракоксального движения. Задние коксальные мышцы крепятся к вертлугу отдельно от общих аподем, соответственно субкоксальных и передних коксальных элеваторов и депрессоров. Положение этих маленьких мышц было, на наш взгляд, недостаточно освещено в цитируемых работах, и на рисунке 4 мы предлагаем схему их расположения по оригинальным наблюдениям.

Деформации среднего тазика у скорпионницы. Маркерами ориентации эвкоксита и мерона относительно осей тела служили коксо-трохантерные мыщелки (рис. 5, ca и cp) и характерные группы щетинок (рис. 5, be и bm). Ориентация частей среднего тазика измерена на четырех сухих препаратах с ногами в положениях протракции и ретракции. Поворот коксо-трохантерной оси из одного крайнего положения в другое составил (100,8 ± 10,8)°, поворот передней группы щетинок на эвкоксите составил (78,5 ± 3,8)°. Поворот задней группы щетинок на мероне составил (7,0 ± 4,7)°. На девяти свежих препаратах измерены поперечные смещения мерона по направлениям линий вдоль коксального шва от плейрального сочления до коксо-трохантерного мыщелка. Угол между правым и левым ме-

ронами в положении протракции составил 21,3°, в положении ретракции — 43,0°. Разность между указанными углами составила (21,8 ± 1,1)°, угол между субкоксальной осью и коксальным швом — 20°.

Профили 25 поперечных сечений тазика на середине коксального шва сопоставлены на рисунке 6 для положений протракции и ретракции. Рисунки профилей отсканированы и векторизованы как кривые линии с помощью программы Corel Trace. Профили для левых тазиков изображены как правые с помощью зеркального преобразования. Ориентация профиля относительно продольной оси тела фиксированна, этой оси на графиках соответствует ось ординат. Все профили установлены вершиной складки коксального шва в начало координат. Начиная от вершины, каждый профиль вдоль кривой разбит на равные отрезки по 50 мкм, координаты последовательных точек измерены с помощью программы Corel Draw, а затем усреднены для всех профилей. На графиках усреднения (рис. 6, *Б*, *Г*) эллипсами показаны двумерные ошибки усреднения в начале, середине и конце кривых. Оба средних профиля сопоставлены на рисунке 6, *Д*.

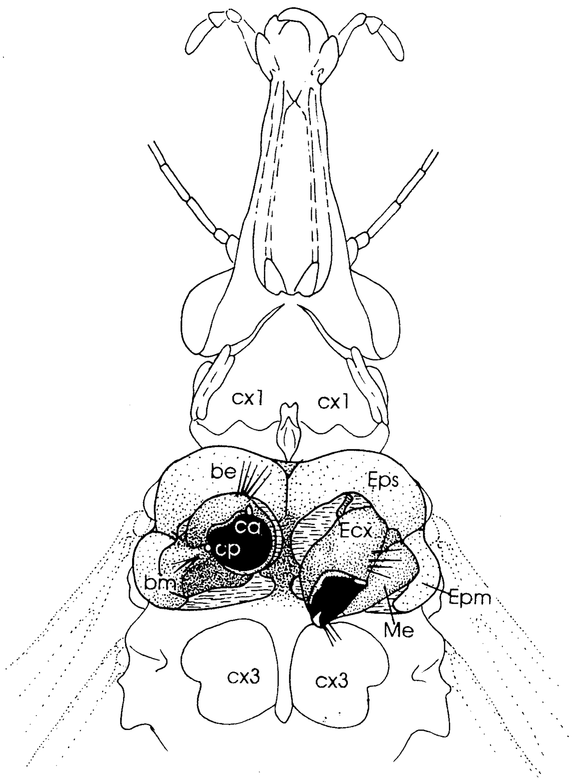


Рис. 5. Маркеры и сочленовные точки на средних тазиках скорпионницы. Вид снизу, правый тазик в положении протракции, левый — ретракции.

Fig. 5. Markers and articulation points on the middle coxae in a scorpion fly. View from below, right coxa protracted, left coxa retracted.

Деформация среднего тазика у долгоножки. Во время протракции–ретракции передней части тазика на 80—100° угловые перемещения мерона гораздо меньше. На округлых склеритах тазика долгоножки не видно явных внешних маркеров — особых точек или щетинок, по которым можно было бы количественно охарактеризовать взаимное смещение склеритов. Однако замечено, что медиококсит вращается относительно эвкоксита вокруг точки их сочленения. Это явление проиллюстрировано на рисунке 7, где изображены контуры склеритов, прорисованные с сухих препаратов в положении протракции или ретракции. Тазики ориентированы так, чтобы медиальный край эвкоксита и шов между дисто- и медиококситами находились в плоскости резкого изображения бинокулярного микроскопа.

Достаточно заметно, что при повороте тазика назад медиококсит поворачивается вверх относительно эвкоксита на несколько десятков градусов. Таким образом, точечное соединение между этими двумя склеритами подвижное.

Взаимные перемещения склеритов среднего тазика у короткоусых двукрылых. При протракции–ретракции тазик вращается вокруг субкоксальной оси, при этом складка между задним краем эвкоксита и мероплейритом открывается–закрывается так же, как и расположенный медиальнее более пологий сгиб. Из-за отсутствия надежных маркеров положения склеритов и малого

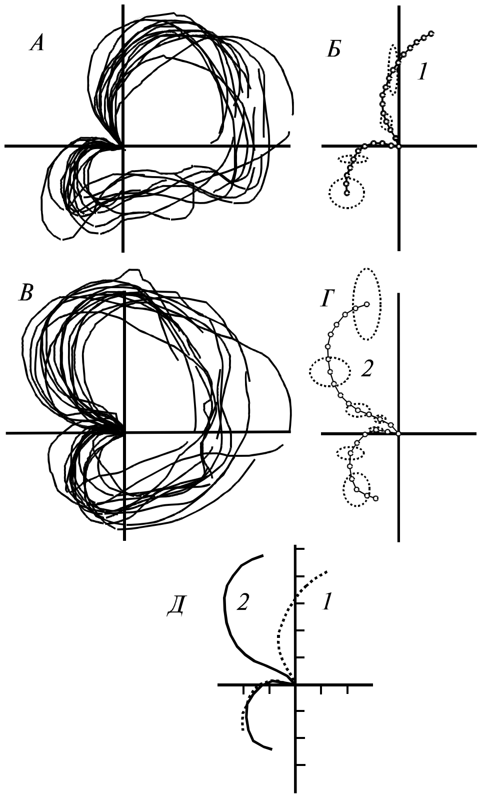


Рис. 6. Профили сечения коксального шва скорпионницы *Panorpa* в положениях протракции (*А, Б, 1*) и ретракции (*В, Г, 2*). Вид снизу. *А, В* — наложенные контуры профилей; профиль мерона в 3-м квадранте; *Б, Г* — средние профили; эллипсы показывают примеры ошибки среднего; *Д* — сопоставление средних профилей; деления шкалы — 100 мкм.

Fig. 6. Section profiles of the coxal suture in *Panorpa*, in protracted coxae (*А, Б, 1*) and retracted ones (*В, Г, 2*). View from below. *А, В* — superimposed profiles; *Б, Г* — average profile; *Д* — average profiles confronted; scale bar — 100 μm.

размера складки мы не смогли продемонстрировать эти движения так же наглядно, как у скорпионницы. При протракции–ретракции взаимное расположение кокситов заметно не изменяется. Поворот среднего тазика далеко вперед только за счет протракции у слепней и круглошовных мух затруднен из-за ограниченной подвижности складки и сгиба. Поворот, необходимый для полетной позиции, достигается за счет добавочного перемещения кокситов.

Интракоксальная ось образует угол, близкий к прямому, с плоскостью, в которой лежит полулунная поверхность медиококсита. Поэтому взаимные перемещения кокситов удобно наблюдать со стороны медиального сечения груди. На медиальном сечении груди видна кинематическая цепь из трех последовательно соединенных кокситов и коксо-трохантерной оси между мыщелками вертлуга (рис. 3, *4, 5*). Четыре отрезка, составляющие эту цепь, образуют замкнутый четырехзвенник, не лежащий в одной плоскости. При выраженных изменениях положения кокситов, например у *Calliphora*, необходимо принимать во внимание некомпланарность, а направления отрезков и углы между ними измерять в трехмерном пространстве. Вот почему сумма углов четырехзвенника меньше 360°. У слепня смещения кокситов невелики; в этом случае мы рассматривали плоское приближение, устанавливая препарат под бинокулярным микроскопом так, чтобы четыре суставные точки были видны одинаково резко, т. е. примерно в одной плоскости. В плоском четырехугольнике сумма углов равна 360°.

В таблице 1 приведены значения углов между сторонами четырехзвенника в конфигурации пронации и значения поворотов каждого сустава в конфигурацию супинации. Измерения проведены для обоих видов мух на 9 тазиках. Ста-

Таблица 1. Углы между сторонами четырехзвенника, образованного кокситами и вертлугом, у мух при различных конфигурациях среднего тазика

Table 1. Angles between sides of a quadruplet formed by the coxites and the trochanter at certain configurations of the middle coxa

Склериты — стороны угла	*Hybomitra*		*Calliphora*		
	значение угла при пронации	поворот при супинации	значения угола при пронации	поворот при супинации	P_0, %
Эвкоксит–медиококсит	123,6	-5,0±9,2	83,1	-27,9±5,4	< 1
Медиококсит–дистококсит	49,1	+4,8±2,6	68,1	+6,1±4,2	> 5
Дистококсит–вертлуг	99,6	-11,7±6,7	77,4	-23,6±4,9	< 0,1
Эвкоксит–вертлуг	87,3	+12,0±12,0	122,4	+30,4±6,1	< 1

тистически существенные повороты зарегистрированы только у синей мясной мухи, у слепня они заметно меньше, но направления, т. е. знаки поворотов для обоих видов мух совпадают. Наименее подвижно сочление между медио- и дистококситом.

Деформацию четырехзвенника характеризуют также отношения длин его диагоналей: 1) от сочления Mcx-Ecx к Dcx-Tr и 2) от сочления Ecx-Tr к Mcx-Dcx. У слепня в конфигурациях пронации и супинации отношения равны соответственно 0,642 и 0,745, у синей мясной мухи — 1,002 и 1,418. Увеличение отношения при супинации составляет в первом случае 16% ($P_0 > 5\%$), во втором — 42% ($P_0 < 0,1\%$).

Обсуждение

Соединение заднего края среднего тазика с грудью у мухи было замечено давно (Lowne, 1890). Цитируемый автор заметил также, что средний тазик разделен на части, взаимное перемещение которых восполняет ограниченную подвижность при пассивном повороте вперед. Как указывалось выше, переход мерона в состав плейрита был проанализирован у двукрылых Крэмптоном (Crampton, 1925; Crampton et al., 1966). Некоторые субкоксальные мышцы у насекомых имеют двойное назначение: они приводят в движение либо ногу, либо крыло при условии фиксации противоположного окончания мышцы. У скорпионницы таких мышц четыре: коксобазалярный протрактор, тергальный депрессор, тергальный и субалярный ретракторы (Hasken, 1939). Два последних начинаются на мероне. Ограничение подвижности мерона обеспечивает им фиксированную опору при полете. У двукрылых наблюдается частичная редукция и специализация субкоксальной мускулатуры. У длинноусых отсутствует коксобазалярный протрактор (Mickoleit, 1962), а у короткоусых — и коксосубалярный ретрактор (Wisser, Nachtigall, 1984). Тергальный ретрактор, начинающийся на мероне, с переходом последнего в состав плейрита используется исключительно для полета как II дорсовентральный мускул. Он занимает центральное место в системе из трех дорзовентральных непрямых элеваторов крыла. Напротив, тергальный депрессор у мух в полете не активен, а сокращается только в момент запуска полета, чем вызывает резкий толчок средних ног вниз и прыжок мухи вверх, а кроме того, возбуждает механические осцилляции фибриллярных мышц, которые в дальнейшем самоподдерживаются (Nachtigall, 1968). У ряда двукрылых эта мышца также редуцирована (Smart, 1959; Barlet, 1979). Таким образом, специализация крыловой системы двукрылых к маневренному и быстрому полету затронула мускулатуру средних ног и их сочленение с грудью.

Диптерологи не обращали внимания на многосклеритное строение подвижной части тазика, потому что медио- и дистококсит нельзя рассмотреть без разрушения коллекционного экземпляра. Правильное количество и форма кокситов у короткоусых двукрылых были указаны только при исследовании мускулатуры, требовавшем вскрытия (Bonhag, 1949). У низших двукрылых зоны, соответствующие трем склеритам высших двукрылых, можно легко определить по морфологическим маркерам: швам, гребням, мыщелкам, местам прикрепления мышц (Францевич, Гладун, 2000). Значение интракоксальной подвижности для принятия характерного положения средних ног в полете было выяснено автором (Frantsevich, Gorb, 1998; Frantsevich, Frantsevich, 1999; Frantsevich, 2000).

Обособление мерона у скорпионницы связано с различием подвижности у частей тазика. Из-за соединения мерона с эпимерой средний тазик не вращается как единое целое, что характерно для большинства насекомых. Передняя часть тазика поворачивается на десятки градусов вокруг субкоксальной оси в движении протракции–ретракции, в это же время мерон, закрепленный у окончания плейрального гребня, качается не более чем на 10—12° вперед–назад и в направлении

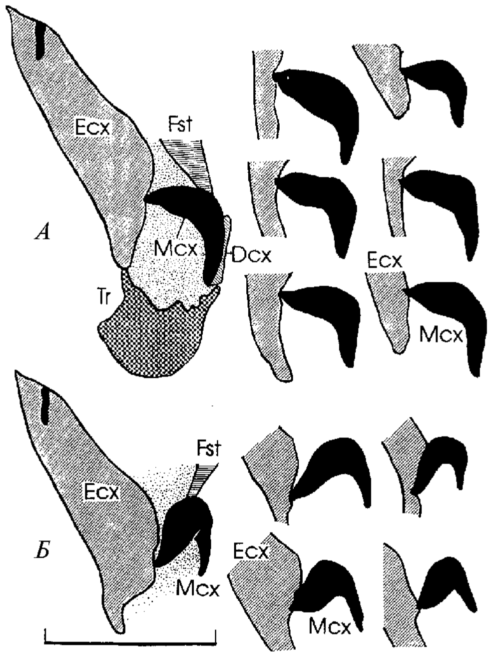


Рис. 7. Контуры склеритов среднего тазика долгоножки *Tipula* в положениях протракции (*А*) и ретракции (*Б*). Медиококсит зачернен, сочленовная мембрана отточкована. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 7. Silhouettes of the middle coxa sclerites in *Tipula*, coxae protrtacted (*A*) and retracted (*Б*). Mediocoxite filled, articulatory membrabe stippled. Scale bar 1 mm.

отведения–приведения. Следует отметить, что переднее коксо-трохантерное сочленение расположено на вращающемся тазике, а заднее — на нижнем конце качающегося мерона. Весь комплекс мышц мерона — тергальной, субалярной, двух стернальных от стернального апофиза и отростка фуркостернума — действует как приводящий, а стернальные мышцы, может быть, являются и фактическими ретракторами мерона.

Передняя часть тазика скорпионницы, вращаясь вокруг субкоксальной оси, в то же время должна поворачиваться и вокруг коксального шва. Обе линии — ось и шов — начинаются у окончания плейрального гребня, но не совпадают друг с другом. Так как твердое тело не может вращаться вокруг двух разных закрепленных осей, то в тазике неизбежно возникают деформации. Часть из них мы наблюдаем: раскрывается складка коксального шва, мерон качается; очевидно, изменяется кривизна сечения тазика с задне–медиальной стороны; может быть, сходятся и расходятся фуркостернальные выступы.

У двукрылых сохраняются те же причины механического конфликта: средний тазик вращается вокруг субкоксальной оси, а его задний край должен поворачиваться вокруг линии соединения с мероном или мероплейритом. Следовательно, и у них в тазике должны возникать деформации.

У комара-долгоножки мерон не доходит до нижнего края тазика и не несет сочленения с вертлугом. Во время протракции-ретракции мерон совершает небольшие экскурсии, а складка шва между мероном и эвкокситом раскрывается и закрывается (Mickoleit, 1962). Очевидно, в подвижной части тазика должны возникать изгибы поверхности, для чего либо часть ее должна быть тонкой и гибкой, либо в кольце тазика должны существовать подвижные разрывы, в которых сосредотачивается деформация, а остальная поверхность остается жесткой и представляет собой опору для мышц и мыщелков. Мы и наблюдаем такой подвижный разрыв между участками, соответствующими эв- и медиококситу.

Медиококсит, который легко опознается у комаров по форме, близкой к полулунной, по сочленению с отростком фуркостернума, по отсутствию сочленений с вертлугом, по отхождению задних коксо-трохантерных мышц, у комара-долгоножки ограничен со стороны дистококсита впяченным швом. Таким образом, 2 радиальных разделения тазика проходят по границам медиококсита и имеют очевидное биомеханическое назначение: расположенный сзади шов укрепляет стернальное сочленение тазика, расположенный спереди разрыв предназначен для концентрации деформаций.

У слепня медиококсит вполне отделен от эвкоксита, подвижно соприкасаясь с последним в одной точке. У высших мух обособление медиококсита полное: точка подвески к выступу фуркостернума находится в центре этого коксита, шов между медио- и дистококситом укорочен, так что между этими

кокситами сочленение почти точечное. Однако это сочленение даже у высших мух остается малоподвижным.

И у слепня, и у высших мух дистококсит отделен от эвкоксита. Мы предполагаем, что первоначальной биомеханической функцией этого последнего, третьего радиального разделения тазика также является концентрация деформаций, возникающих в каудальной поверхности тазика в области между соединениями с мероплейритом и коротким и прочным фуркостернальным выступом. Эта область свободна от мышц, а по обе стороны от нее отходят: латеральнее — коксальный элеватор, а медиальнее — задние элеватор и депрессор. У скорпионницы здесь вдоль тазика проходит мерон, разделяющий зоны, соответствующие эв- и дистококситу. Мы допускаем, что после ухода мерона из состава тазика именно в этой области возможно появление разрыва.

Сочленения с вертлугом у мух так же, как у скорпионницы, находятся на разных взаимно подвижных склеритах тазика. С точки зрения механики, базальные членики средней ноги у названных насекомых образуют сложную кинематическую цепь.

Третье радиальное разделение тазика — преадаптация к возникновению интракоксальной подвижности. Из таблицы 1 видно, что перемещения кокситов у синей мясной мухи более выражено, чем у слепня, так что относительно эвкоксита вертлуг супинирует приблизительно на 30° и 10° соответственно. По наблюдениям (Frantsevich, Frantsevich, 1999), у сирфиды *Eristalis tenax* супинация не превышает 20°. Видимо, супинация в ветви короткоусых двукрылых совершенствовалась постепенно.

Супинация — активное движение. Ее внешним выражением является укорочение одной из диагоналей четырехзвенника. Приблизительно в том же направлении, как и эта диагональ, в четырехзвеннике проходит задний элеватор — от дистококсита к вертлугу (рис. 4, *Г*). Расчеты на пространственной модели среднего тазика показали, что при супинации длина этой мышцы уменьшается (Frantsevich, 2000). Таким образом, для нового движения — супинации — используется уже существующая мышца, которая сокращается вместе с другими элеваторами во время подъема ноги в полетную позицию.

Выводы

1. Специализация крыловой системы двукрылых к маневренному и быстрому полету затронула мускулатуру средних ног и их сочленение с грудью.

2. Субкоксальная ось протракции-ретракции среднего тазика проходит через нижнее окончание плейрального гребня и головку стернального отростка; под углом к этой оси проходит линия соединения заднего края тазика с плейритом или мероплейритом. Вращение тазика одновременно вокруг двух несовпадающих осей невозможно без деформаций тазика.

3. Продольное разделение тазика на подвижные склериты выгодно, так как деформации гибкой оболочки заменяются движениями в кинематической цепи из жестких звеньев (кокситов), соединенных шарнирами. Жесткие кокситы являются надежной опорой для мышц.

4. Эволюционные этапы разделения на склериты следующие: отделение мерона вдоль коксального шва, выделение медиококсита и, наконец, у круглошовных двукрылых — отделение дистококсита.

5. С отделением дистококсита тазик оказывается преадаптированым (по наличию подвижных кокситов и необходимых мышц) к возникновению интракоксальной суставной оси и особому движению для постановки ноги в обтекаемую позицию во время полета.

Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 5. Двукрылые, блохи / А. А. Штакельберг, Э. П. Нарчук — Л. : Наука, 1969. — Ч. 1. — 807 с. — 1970. — Ч. 2. — 943 с.
Францевич Л. И., Гладун Д. В. Полетная поза и биомеханика средних ног у двукрылых (Diptera) // Энтомол. обозрение. — 2000. — **79**, № 2. — С. 303—315.
Barlet J. Questions a propos des muscles trochantero-notaux des insectes // Bull. et ann. Soc. roy. belge entomol. — 1979. — **115**, N 1—3. — P. 93—11.
Bonhag P. F. The thoracic mechanism of the adult horsefly (Diptera, Tabanidae) // Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stn. — 1949. — N 285. — P. 3—39.
Crampton C. G. A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the nontipuloid nematocerous Diptera // Ann. Ent. Soc. Amer. — 1925. — **18**, N 1. — P. 49—67.
Crampton G. C., Curran C. H., Alexander C. P. The Diptera or true flies of Connecticut // Guide to the insects of Connecticut. — New Haven, 1966. — Pt. 6, Fasc. 1. — 509 p.
Frantsevich L. Biomechanics of the multisclerite middle coxa in flies (Diptera) // Arthropod Structure and Development. — 2000. — **29**. — P. 147—161.
Frantsevich L., Frantsevich L. The midcoxal prong in flies (Diptera: Brachycera) // Entomologia Generalis. — 1999. — **23**. — P. 233—250.
Frantsevich L., Gorb S. The probable purpose of the mid-coxal prong in Muscomorph flies // Naturwissenschaften. — 1998. — **85**, N 1. — S. 31—33.
Hasken W. Der Thorax von Panorpa communis // Zool. Jb. Anat. — 1939. — **65**, H. 3. — S. 295—338.
Lowne B. T. The anatomy, physology, morphology, and development of the blowfly (Calliphora erythrocephala). A study in the comparative anatomy and morphology of insects. — London : R. H. Porter, 1890. — Vol. 1. — 350 p.
Mickoleit G. Die Thoraxmuskulatur von Tipula vernalis Mg. // Zool. Jb. Anat. — 1962. — **80**, H. 2. — S. 213—244.
Nachtigall W. Elektrophysiologische und kinematische Untersuchungen über Start und Stop des Flugmotors von Fliegen // Z. verg. Physiol. — 1968. — **61**, N 1. — S. 1—20.
Smart J. Notes on the mesothoracic musculature of Diptera // Smiths. Misc. Coll. — 1959. — **137**. — P. 331—364.
Wisser A., Nachtigall W. Functional-morphological investigations on the flight muscles and their insertion points in the blowfly Calliphora erythrocephala (Insecta, Diptera) // Zoomorphology. — 1984. — **104**. — P. 188—195.